

ESTRUCTURA Y TENDENCIAS SUCESIONALES EN VEGETACION DE CLIMA TEMPLADO SEMI-SECO EN DURANGO, MEXICO

RENE CASAS S.

Escuela de Ciencias Forestales,
UJED, Durango, Dgo., Mexico

SOCORRO GONZALEZ E. Y JORGE A. TENA F.
CIIDIR y COFAA- IPN, Apdo. Postal 738,
Durango, Dgo., 34000 Mexico

RESUMEN

Tres asociaciones vegetales de clima templado semi-seco del estado de Durango, México, fueron estudiadas con el fin de conocer su estructura y tendencias sucesionales. En cada asociación se analizaron tres clases de tamaño de las especies leñosas, determinándose los valores de densidad, frecuencia y cobertura, así como los índices de diversidad y equitatividad. Mediante la comparación entre los valores de cada estrato se aprecian algunas tendencias de cambio en la vegetación. Aunque los patrones de regeneración y de mortalidad de las especies estudiadas no son aún conocidos, la presente regeneración de árboles parece insuficiente para reemplazar las poblaciones existentes en dos de las comunidades estudiadas. El bosque de *Pinus-Quercus* tiende a ser desplazado por matorral de manzanita (*Arctostaphylos pungens*), mientras que el de *Quercus eduardii*, más seco, está siendo substituido por matorral de *Dodonaea viscosa*. Lo anterior se confirma por la presencia de matorrales adyacentes con escasos relictos de bosque. El incremento de arbustivas está ligado a un avanzado estado de deterioro provocado por tala, sobrepastoreo e incendios.

ABSTRACT

This study was carried out in order to know the structure and to obtain a preliminary understanding of successional trends of three plant associations of temperate semi-dry climate in the state of Durango, Mexico. Three size classes in each association were sampled. Absolute and relative densities, aerial coverages and frequencies were determined, as well as diversity and equitability. Comparison of the values between each size class provided a projection of the current population trends. Natural patterns of regeneration and mortality of the studied species are still unknown, but the present regeneration and recruitment of trees in two of the communities seem to be insufficient to maintain the woodlands. The *Pinus-Quercus* woodland is being replaced by manzanita scrub (*Arctostaphylos pungens*), whereas the drier *Quercus eduardii* woodland is being replaced by *Dodonaea viscosa* scrub. Presence of adjacent scrubland with scarce tree relicts confirm the results. Increases of invader shrubs reflects an advanced deterioration due to logging, overgrazing and fires.

A excepción de los bosques de piñonero, es muy poco lo que se conoce en México sobre estructura, dinámica y regeneración de los bosques de clima templado seco y semi-seco. En la Sierra Madre Occidental estos bosques se localizan entre el bosque templado-

húmedo y los pastizales o matorrales del Altiplano, en altitudes que fluctúan entre los 1900 y 2500 m en las laderas a sotavento, o tan bajas como 1500 m en el declive occidental, entre el bosque templado y el tropical caducifolio. En Durango las comunidades más representativas de estos ecosistemas son los bosques de *Quercus grisea* puro o asociado con *Q. arizonica*, *Q. hartwegii*, *Q. chihuahuensis* o *Q. laeta*; los bosques de *Pinus cembroides*, así como los de *Quercus emoryi* o de *Q. eduardii*, puros o asociados con *Q. coccolobifolia*, *Q. hartwegii*, *Q. grisea*, *Arbutus arizonica*, *Pinus cembroides* o *P. chihuahuana* (González, 1992). Las partes más secas presentan elementos de matorral xerófilo, especialmente *Acacia schaffneri*, *Mimosa biuncifera* y *Opuntia* spp. Gordon (1968) y May-silles (1959) llevaron a cabo estudios en bosques templado-húmedos en Durango y González et al. (1993) estudiaron bosques tanto húmedos como semi-secos de la Reserva La Michilía. En este trabajo se describe la estructura de tres comunidades vegetales de clima templado semi-seco.

Extensas áreas de bosque en la Sierra Madre Occidental se encuentran perturbadas y la vegetación secundaria resultante ha sido escasamente documentada. Las comunidades estudiadas en este trabajo han sido explotadas durante más de cuatro siglos como fuente de leña y carbón para uso doméstico y de la industria del hierro en la ciudad de Durango y anteriormente por ser asentamiento de culturas precolombinas (Hendricks 1958). Los frecuentes incendios, el sobrepastoreo y la extracción de leña, aunados a condiciones climáticas poco favorables han provocado innumerables cambios en la vegetación. El patrón temporal de cambio en la vegetación puede apreciarse mediante la descripción de incremento y decremento de poblaciones de especies particulares (Pickett et al. 1987) y su relación con algunos factores de disturbio (Pickett y McDonnell 1989). Las interacciones con herbívoros y patógenos pueden ser de importancia crítica en el curso de la sucesión (Connell y Slatyer 1977) y, aunados a factores "modificantes" (Pickett et al. 1987) como bajo vigor de los árboles, ataque de plagas y requerimientos de germinación no alcanzados, inciden en una escasa regeneración de pinos y encinos. Aunque es aventurado conjeturar sobre tendencias sucesionales en asociaciones no estables (Parker y Peet 1984), la información aportada en este trabajo puede fundamentar investigaciones futuras y ser útil para reorientar los programas de manejo del área.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El estudio se realizó en tres sitios aledaños a la ciudad de Durango, en el estado de Durango, México, entre los 23°50' y 23°55'N y 104°40' y 104°46'W, en los ejidos La Ferrería, El Nayar y la comunidad de Santiago Bayacora, entre los 2000 y 2400 m s.n.m.

Las estaciones climatológicas más cercanas son El Pueblito y Santiago Bayacora, a 2000 y 1990 m s.n.m., con períodos de registro de 29 y 27 años, respectivamente. El Pueblito reporta una precipitación media anual de 538.7 mm y temperatura media anual de 17.6°C, mientras que en Santiago Bayacora la precipitación es de 580.5 mm y la temperatura media es de 19°C. El periodo de sequía está comprendido entre enero y mayo. De acuerdo a la clasificación de Köppen, adaptada para México por E. García (1964), el clima es de tipo BS₁kwe: seco estepario y templado semi-seco con régimen de lluvias de verano y extremoso.

La determinación de las principales asociaciones vegetales del área se llevó a cabo mediante revisión de fotografías aéreas a escala 1:20,000, así como recorridos de reconocimiento y verificación. Tres asociaciones fueron seleccionadas con base en su extensión y representatividad de la vegetación en la región: bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus* y bosque de *Quercus-Juniperus-Pinus*. Los muestreos se llevaron a cabo entre Noviembre de 1992 y Mayo de 1993. En cada una de las asociaciones fueron determinados los valores de densidad, cobertura, frecuencia e índice de valor de importancia de las especies leñosas, utilizando el Método de Cuadrantes Centrados en un Punto (Cottam y Curtis, 1961, descrito por Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Para cada asociación se muestrearon 60 estaciones distribuidas en tres clases de tamaño: a) árboles (>2 m altura en *Pinus*; >1.4 m altura en *Quercus*, *Juniperus* y *Arbutus*); b) arbustos y/o juveniles de especies arbóreas (<2 m y >31 cm en *Pinus*; <1.4 m y >16 cm en *Quercus*, *Juniperus* y *Arbutus*); c) plántulas (<31 cm altura en *Pinus*, <16 cm en *Quercus*, *Juniperus* y *Arbutus*). Las plántulas de especies arbustivas no fueron muestreadas ya que, debido a su abundancia, su registro impide inventariar la regeneración de especies arbóreas, objetivo principal del presente estudio. Las clases de tamaño fueron definidas con base en registros sobre las alturas al alcanzar la edad adulta de especies arbóreas en Durango (González et al., no publicado), y se aplican únicamente para las especies y las condiciones registradas en este trabajo, ya que bajo otras condiciones (ej. en Mikan et al., 1994) individuos hasta de 1.5 m son considerados como plántulas. Para cada asociación el primer sitio de muestreo se estableció al azar, mientras que los siguientes fueron ubicados a 20 metros de distancia del último punto medido, siguiendo una línea diagonal a la dirección de las laderas, con el fin de incluir en lo posible las diferencias altitudinales en lomeríos y laderas de corta longitud. La variación estadística entre sitios fue determinada mediante análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía, comparando las medias mediante la prueba t de Student. La nomenclatura es de acuerdo a González et al. (1991). La comparación entre los parámetros registrados para cada clase de tamaño permitió apreciar la estructura de la vegetación y predecir sus ten-

dencias de cambio a corto plazo. Este método ha sido aplicado como indicador de las tendencias sucesionales en diferentes asociaciones (ej. Peet y Loucks 1977; Sosa y Puig 1987; Quintana y González 1993; González et al. 1993) y algunas de sus limitaciones son discutidas por Austin (1977), Peet y Christensen (1980) y González et al. (1993). Su elección se basó en la carencia de comunidades equivalentes no perturbadas para comparación, en la escasa factibilidad de permanencia de puntos de muestreo periódicos para estudios a largo plazo y en la consideración acerca de las limitaciones de otros métodos (Loeb 1990).

Aunque no existen registros formales sobre la historia de manejo del área, con base en registros anecdotaes, registros históricos generales y observaciones directas, factores de influencia humana fueron considerados en la interpretación de los datos.

Índices de riqueza de especies, de diversidad y de equitatividad fueron usados para complementar la información. La riqueza se estimó con el índice de Margaleff: $R = S - 1/\ln(n)$ y la diversidad mediante la fórmula de Shannon-Wiener: $H' = -\sum(n_i/N) \ln(n_i/N)$. Para calcular la equitatividad se usó la fórmula: $E_1 = H'/\ln(S)$, donde S representa el número total de especies en la muestra, n el número total de individuos registrados, n_i el valor de densidad absoluta de cada especie y N la densidad absoluta total (Ludwig y Reynolds, 1988).

RESULTADOS

Estructura y regeneración.

1. *Bosque de Pinus-Quercus. Pinus chihuahuana* y *Quercus eduardii* son las especies dominantes en un bosque muy abierto, con escasos elementos de *Quercus grisea*, *Q. chihuahuensis* y *Q. arizonica* (Figura 1). El estrato de juveniles y arbustivas está dominado por manzanita (*Arctostaphylos pungens*), cuyo valor de importancia supera en gran medida el valor conjunto de todas las demás especies y cuya densidad absoluta representa el 67.55% del total en ese estrato, en el que las arbustivas predominan sobre las juveniles de árboles. También el inventario de plántulas indica baja regeneración de especies arbóreas y las expectativas de permanencia de *Q. arizonica*, *Q. grisea* y *Q. chihuahuensis* en el área son muy limitadas. *Q. chihuahuensis* presenta 10 árboles/ha pero únicamente 1 plántula y ningún individuo juvenil en la misma superficie, en contraste con lo encontrado por González et al. (1993) en que la densidad de esta especie es 3 veces superior en el estrato inferior en un bosque de *Q. grisea* en un área protegida.

Como resultado del disturbio, muchos individuos de *P. chihuahuana* en el área presentan severa incidencia de muérdago (*Arceut-*

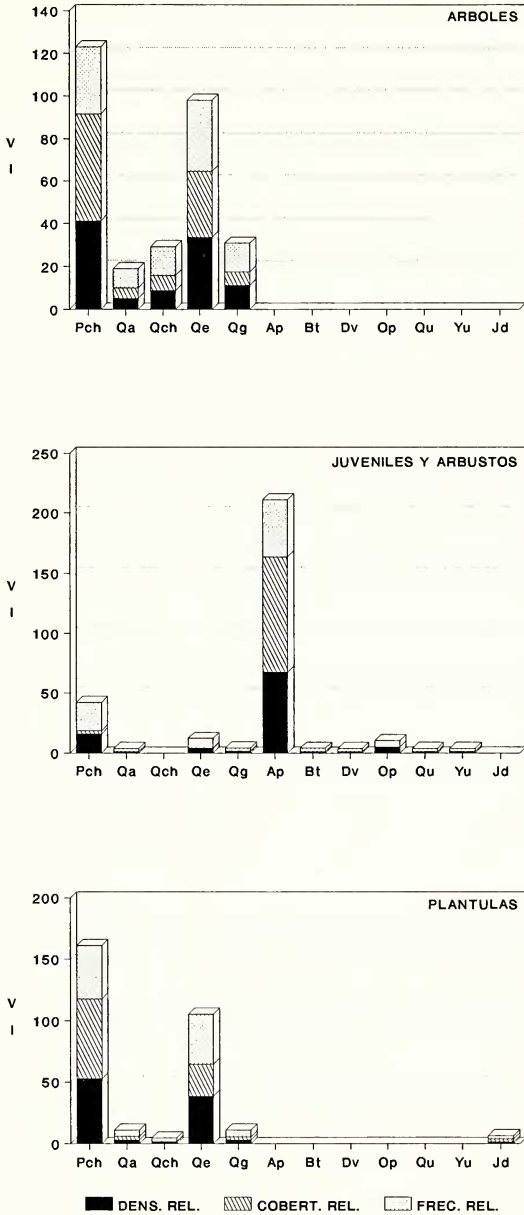


FIG. 1. Valores de importancia en tres estratos de bosque de *Pinus-Quercus*: Pch = *Pinus chihuahuana*; Qa = *Quercus arizonica*; Qch = *Q. chihuahuensis*; Qe = *Q. eduardii*; Qg = *Q. grisea*; Ap = *Arctostaphylos pungens*; Bt = *Bouvardia ternifolia*; Dv = *Dodonaea viscosa*; Op = *Opuntia* spp.; Qu = *Q. undata*; Yu = *Yucca* sp.; Jd = *Juniperus deppeana*.

hobium sp.) y del hongo *Cronartium conigenum*, mientras que las especies de *Quercus* son afectadas por larvas de insectos que reducen la viabilidad de la semilla.

2. *Bosque de Quercus*. El encino colorado (*Quercus eduardii*) es dominante en una comunidad muy abierta con escasos *Q. chihuahuensis*, *Q. cf. conzattii*, *Q. grisea* y dos híbridos (Fig. 2). *Q. eduardii* presenta una densidad de 42 árboles/ha, lo que representa casi un 80% del total. En el estrato medio el arbusto *Dodonaea viscosa* ("matagusano") es dominante florística y fisonómicamente (Fig. 3). *A. pungens* destaca en sitios sometidos a incendios controlados para favorecer el crecimiento de gramíneas forrajeras, mientras que xerófitas como *Agave*, *Mimosa*, *Dasyllirion* y *Yucca* se desarrollan en áreas con poco suelo.

La única especie arbórea que presenta regeneración es *Q. eduardii*, aunque también en este sitio la viabilidad de su semilla se ve afectada debido a insectos. La mayor parte de los encinos adultos presentan bifurcaciones desde la base o son retoños de tocones, indicando una intensa explotación en épocas pasadas. La presencia de *Q. cf. conzattii* en el área es de particular interés por constituir los primeros registros de esta especie para el norte de México. Bacon y Spellenberg (en preparación) presentarán evidencia al respecto.

3. *Bosque de Quercus-Juniperus-Pinus*. De 10 especies arbóreas y 2 arbustivas registradas (Fig. 4) los dominantes fisonómicos son el pino chino (*P. chihuahuana*) y el pino real (*P. engelmannii*), aunque su densidad es baja. El alto valor encontrado para *J. deppeana* está dado en función de su cobertura y su frecuencia, pero *Q. eduardii* presenta mayor densidad. La escasa cobertura en las especies de encino se debe a que en su mayoría, éstos son retoños a partir de tocones. En el estrato de juveniles y arbustivas predominan los arbustos *A. pungens* y *Quercus microphylla*.

Juniperus deppeana, *Q. eduardii* y *Q. microphylla* presentan una alta regeneración. Al igual que otras heliófilas, *Juniperus* se ha visto favorecida por los aclareos y tala de árboles.

Diversidad. En el bosque de *Pinus-Quercus* el estrato arbóreo presenta menor riqueza florística pero mayor diversidad y equitatividad que los estratos inferiores. Por el contrario, en el bosque de *Quercus-Juniperus-Pinus* la riqueza florística es mayor en el estrato arbóreo. La mayor riqueza y diversidad entre los árboles en esta comunidad indica una relativa homogeneidad en la abundancia de sus componentes, pero su equitatividad es ligeramente inferior a la del bosque de *Pinus-Quercus*, lo cual implica una distribución irregular

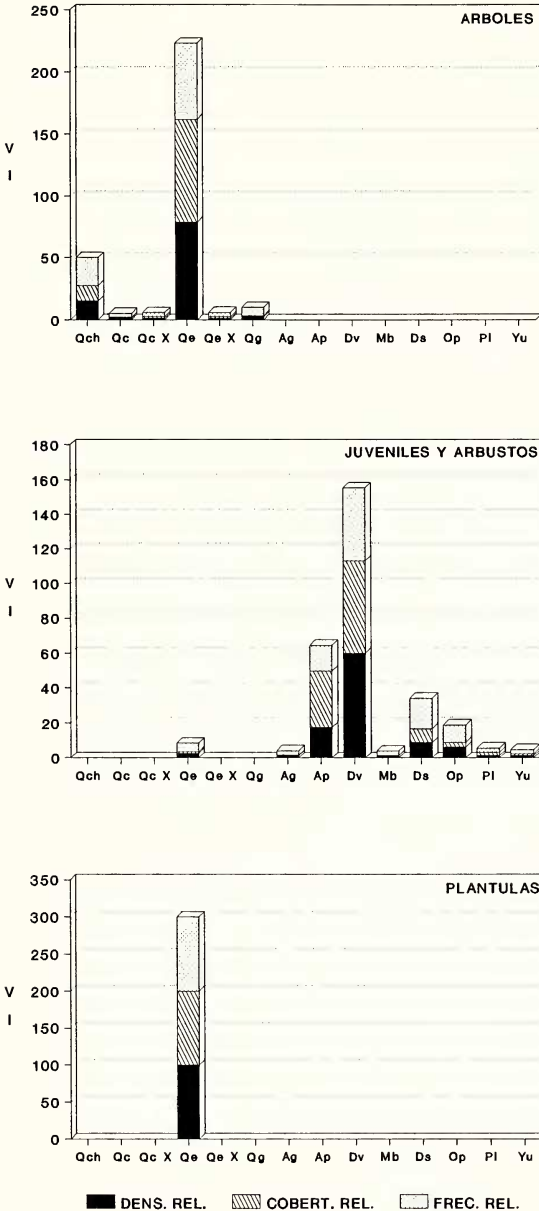


FIG. 2. Valores de importancia en tres estratos de bosque de *Quercus* spp.: Qch = *Quercus chihuahuensis*; Qc = *Q. cf. conzattii*; QcX = *Q. cf. conzattii* × *Q. eduardii*; Qe = *Quercus eduardii*; QeX = *Q. eduardii* × *Q. cf. conzattii*; Qg = *Q. grisea*; Ag = *Agave* sp.; Ap = *A. pungens*; Dv = *D. viscosa*; Mb = *Mimosa biuncifera*; Ds = *Dasyilirion* sp.; Op = *Opuntia* sp.; Pl = *Prosopis laevigata*; Yu = *Yucca* sp.

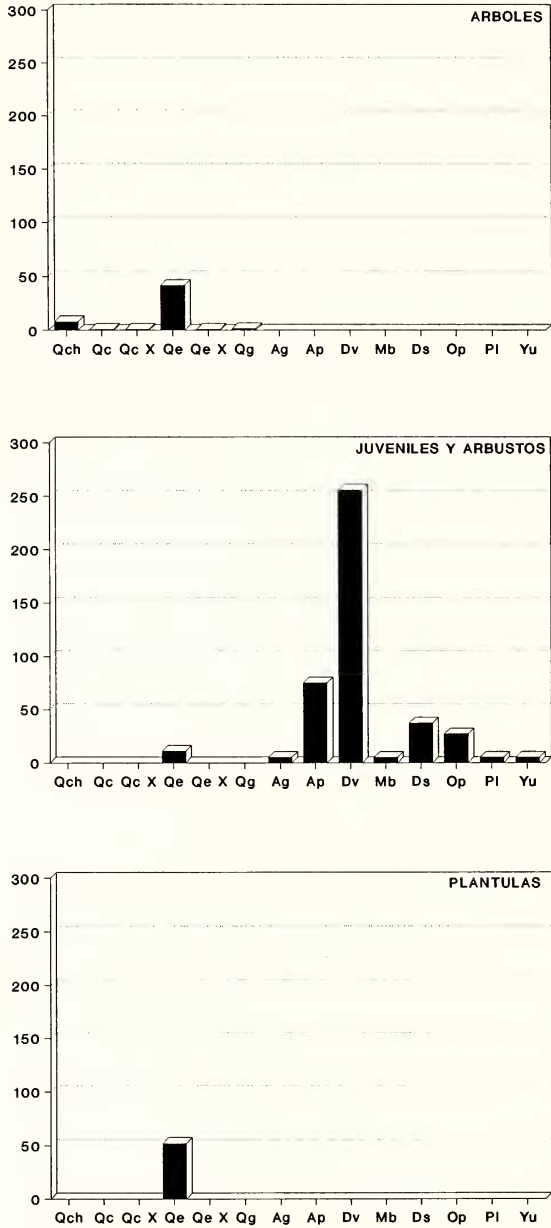


FIG. 3. Individuos/Ha en tres estratos de bosque de *Quercus* spp. Para simbología ver Figura 2.

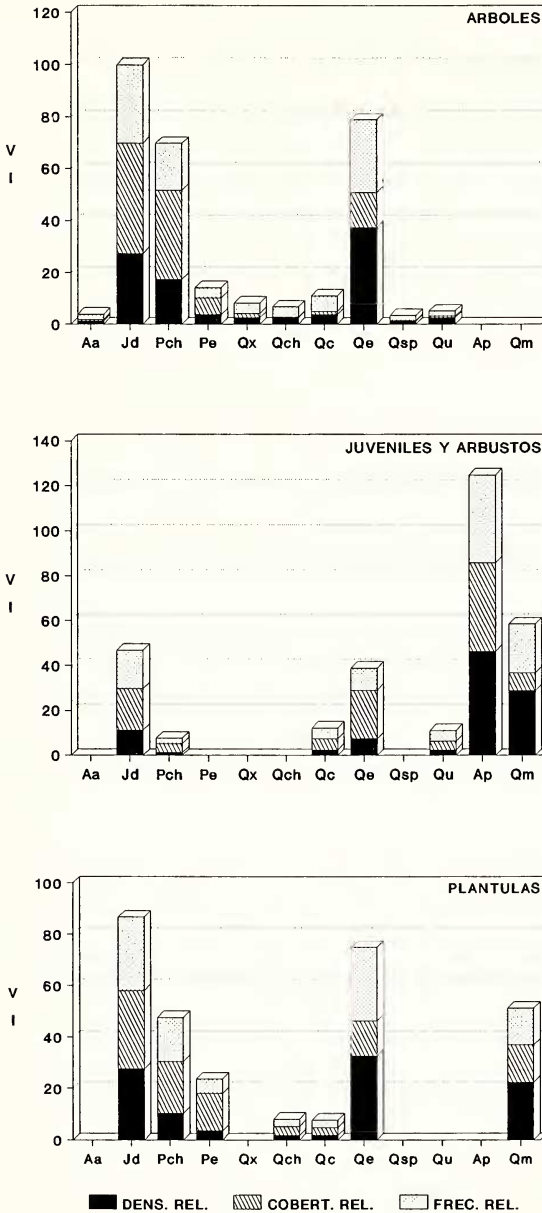


FIG. 4. Valores de importancia en tres estratos de bosque de *Quercus-Juniperus-Pinus*: Aa = *Arbutus arizonica*; Jd = *Juniperus deppeana*; Pch = *Pinus chihuahuana*; Pe = *P. engelmannii*; Qx = *Quercus chihuahuensis* X; Qch = *Q. chihuahuensis*; Qc = *Q. coccolobifolia*; Qe = *Q. eduardii*; Qsp. = *Quercus laeta*; Qu = *Q. undata*; Ap = *A. pungens*; Qm = *Q. microphylla*.

CUADRO 1. RIQUEZA E INDICES DE DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD EN BOSQUES DE CLIMA TEMPLADO SECO DEL SUR DE DURANGO.

	Riqueza (Margaleff)	Diversidad (Shannon- Wiener)	Equitatividad (Pielou)
Bosque de Pinus-Quercus			
Arboles	0.91	1.34	0.83
Juveniles y arbustos	2.50	1.15	0.50
Plántulas	1.14	1.00	0.56
Bosque de Quercus			
Arboles	1.14	0.77	0.43
Juveniles y arbustos	1.83	1.30	0.59
Plántulas	0.00	0.00	1.7E + 38
B. de Quercus-Juniperus-Pinus			
Arboles	2.05	1.63	0.71
Juveniles y arbustos	1.37	1.39	0.72
Plántulas	1.37	1.55	0.79

entre sus proporciones (Cuadro 1). La comunidad de *Quercus* presenta la mas baja diversidad y equitatividad en el estrato superior, debido a la manifiesta prevalencia de *Q. eduardii*.

Las medidas de diversidad han sido usadas como indicadores de disturbio ambiental. En términos generales, en ambientes perturbados ocurre una desviación en el patrón de abundancia de especies y un decremento en la riqueza específica (Magurran 1988), aunque existe amplia discrepancia sobre los patrones que ocurren: Peet (1978) y Peet & Christensen (1980) sugieren que durante la sucesión ocurre un incremento inicial en la diversidad, pero que ésta se hace mínima durante las etapas de aclareo natural del bosque. A niveles intermedios de disturbio se genera la máxima diversidad y heterogeneidad espacial en habitats caracterizados por colonización y competencia, pero esto varía dependiendo de los niveles de resolución considerados (Kolasa y Rollo 1991; Tilman y Pacala 1993). En el modelo presentado por Armesto et al. (1991) para sucesión secundaria, periodos de alta y baja heterogeneidad se alternan y los periodos de alta heterogeneidad representan invasión y establecimiento de especies. Comparadas con las diversidades reportadas por González et al. para otros bosques de Durango, las comunidades estudiadas en este trabajo presentan una baja diversidad ($H' = 0.77-1.63$) y una estructura irregular, concordante con las evidencias de disturbio registradas. En los bosques de *Pinus-Quercus* y de *Quercus-Juniperus-Pinus*, la baja diversidad en el estrato medio en relación con el estrato superior se debe a la prevalencia de 1 o 2 especies sucesionales, las cuales se comportarían como declinantes en bosques relativamente no perturbados (Rhoades, 1992). En la comu-

nidad de *Quercus* el estrato superior presenta una diversidad aún mas baja, determinada tanto por la menor riqueza específica como por la dominancia de *Q. eduardii*. Si la hipótesis de diversidad pico en niveles de disturbio intermedio (con las mas bajas diversidades en ambientes no perturbados o muy altamente perturbados) es correcta, esta comunidad podría ser considerada como la más altamente perturbada; sin embargo, no es posible establecer conclusiones al respecto debido a la carencia de evidencias adicionales.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los tres sitios estudiados presentan asociaciones secundarias mantenidas por disturbio antropogénico. Las especies de *Pinus* y *Juniperus* en el área son heliófilas y por lo tanto favorecidas por los aclareos y algunas especies de *Quercus* son tolerantes al disturbio; sin embargo, a pesar de que el bosque es abierto, la regeneración de esas arbóreas es baja y en dos de los sitios estudiados el bosque aparentemente está siendo reemplazado por matorrales. La tolerancia a la luz o a la sombra no es en este caso determinante para el establecimiento de nuevos individuos, pero la escasa cobertura del dosel superior si afecta a la germinación y el establecimiento de plántulas al no existir protección contra la erosión, especialmente a principio de la época de lluvias, cuando no existe cobertura herbácea.

La baja densidad de árboles en el bosque de *Pinus-Quercus* se debe en parte a las condiciones ambientales poco favorables (escasa humedad y suelo somero), en parte a la tala clandestina (aún prevalente en el área) y en parte al impacto del ganado, ya que las plántulas de pino y encino son particularmente sensitivas al efecto del pisoteo y pastoreo. Aunque el pastoreo moderado puede tener efectos positivos al eliminar herbáceas que estorban para la germinación de especies arbóreas y al eliminar acumulación de combustibles, este no es el caso en la comunidad estudiada.

La comunidad de *Quercus-Juniperus-Pinus* está sometida a frecuentes incendios provocados con el fin de inducir el crecimiento de gramíneas para pastoreo. *J. deppeana*, *Q. eduardii* y en menor grado *P. chihuahuana* y *P. engelmannii* mantienen regeneración por semilla, pero los arbustos *A. pungens* y *Q. microphylla* predominan ampliamente. *Pinus* y *Juniperus* han sido substituidos por chaparral en California debido a fuegos severos (Hanes 1971). Durante este estudio no fueron determinados índices de mortalidad, pero observación directa permite apreciar que la mortalidad en la comunidad de *Quercus-Juniperus-Pinus* es por lo menos mas baja que en las otras dos comunidades analizadas. Si se considera que valores tan bajos como 5 árboles/ha por década pueden ser suficientes para el mantenimiento de bosques en California cuando la mortalidad es baja (Mensing 1992), la regeneración observada en esta comunidad

puede ser suficiente para la persistencia del bosque, con un incremento en la densidad de arbustos en el sotobosque. Tanto *A. pungens* como *Q. microphylla* son indicadores de incendios recurrentes y se pueden presentar con *J. deppeana* en asociaciones secundarias derivadas de bosques de pinos (Rzedowski 1978), lo que podría ser el caso en el área estudiada.

En el encinar de *Q. eduardii* los valores de regeneración son bajos y la estructura en los estratos de juveniles y de plántulas difiere de manera conspicua de la del estrato superior, en contraste con lo encontrado para un bosque dominado por la misma especie en un área actualmente protegida (González et al. 1993). La comparación de estructuras entre estratos, la dominancia de *Dodonaea viscosa* y la presencia de matorrales casi puros de *Dodonaea* en áreas adyacentes sometidas a perturbación mas intensa, indican que el encinar está siendo desplazado por esa especie introducida de afinidad tropical.

Entre las especies arbóreas del área, *Q. eduardii* es la que presenta mayor tolerancia al disturbio gracias a su capacidad de regeneración a partir de tocones (después de cortes) y de la parte subterránea del tallo (después de fuego), a pesar de lo cual presenta indicios de declinación. Sus plántulas compiten por nutrientes con las de *Dodonaea* y *Arctostaphylos*, y enfrentan factores ambientales adversos que estos arbustos superan gracias a una mayor resistencia al fuego, mejor desempeño en áreas de disturbio y en suelos someros, y al hecho de que su follaje no es palatable al ganado, en contraste con lo encontrado por Reich et al. (1990) para áreas menos secas donde los encinos juegan el papel desempeñado aquí por el matagusano y la manzanita.

La regeneración de *Quercus* a partir de tocones se ha citado como factor importante en el encauzamiento de las fases de sucesión secundaria (Rzedowski 1978; Mensing 1992; Crow et al. 1994). Aunque algunos encinares desaparecen por falta de resistencia a incendios y falta de regeneración (Rzedowski 1978; Abrams and Nowacki 1992), por lo menos en bosques húmedos el reemplazamiento de encinos por otras especies se debe a la eliminación o supresión de fuegos (Crow 1988; Abrams y Downs 1990; Abrams 1992). Para bosques secos, pobres en nutrientes, donde no hay competencia de especies tolerantes a la sombra, se considera que *Quercus* puede mantener poblaciones estables no dependientes del fuego (Abrams 1992; Mikan et al. 1994); sin embargo, en los bosques secos aquí estudiados los incendios parecen ser un fenómeno natural al que la vegetación local estuvo adaptada hasta hace pocas décadas, antes de que la ocasional pérdida de control en la intensidad de incendios provocados condujera a una declinación en las poblaciones de especies arbóreas.

Es probable que la composición de las comunidades estudiadas

haya estado gradualmente modificándose durante por lo menos 400 años debido a la influencia humana, y anteriormente siguiendo ciclos naturales, pero las especies dominantes han sido arbóreas (Hendricks 1958). Aunque los patrones de regeneración de las especies estudiadas no son aún conocidos, la regeneración actual parece estar ligada a un incremento en las presiones ambientales. La tendencia de sustitución por arbustos implica un cambio drástico en la dinámica de la vegetación del área, ya que los matorrales de *Arctostaphylos*, una vez establecidos, no permiten el restablecimiento del bosque a corto plazo. *A. pungens* es una especie con amplia tolerancia ecológica que juega diferentes papeles en el desarrollo de las comunidades: se presenta ya sea como componente del sotobosque en bosques no perturbados, o como dominante en densos matorrales similares en varios aspectos al chaparral californiano. Estos matorrales pueden ser de origen natural y aparentemente estables, especialmente en sitios sometidos a intensos vientos desecantes, o ser resultado de disturbio, en cuyo caso la manzanita obstaculiza la regeneración de árboles debido a su densidad, relación con fuego y acidificación del suelo. Es probable que la dominancia de *A. pungens* represente en ciertos casos parte de un ciclo de cambios gradual pero continuo al que se encuentra sometida la vegetación debido a la fluctuación de recursos y a los regímenes de disturbio naturales. Sin embargo, debido a la condición secundaria de las áreas aquí estudiadas no es posible predecir el impacto que la dominancia de este arbusto puede causar.

AGRADECIMIENTOS

Damos las gracias a Efrén Unzueta A. y Pablo Ibarra H. por su apoyo en el trabajo de campo. A Martha González E. y Lorena López por la ayuda en diferentes aspectos del trabajo. Al Dr. Richard Spellenberg por la identificación de *Quercus conzattii*, al M.C. J.A. Prieto, Ing. S. Bendimez, Ing. F. Sánchez y a Nir Gil-ad por sus comentarios sobre un texto preliminar y a dos revisores anónimos cuyas sugerencias permitieron mejorar substancialmente el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ABRAMS, M. D. 1992. Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42:346–353.
- and J. A. DOWNS. 1990. Successional replacement of old-growth white oak by mixed mesophytic hardwoods in southwest Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Resources* 20:1864–1870.
- and G. J. NOWACKI. 1992. Historical variation in fire, oak recruitment, and post-logging accelerated succession in central Pennsylvania. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:19–28.
- ARMESTO, J. J., S. T. A. PICKETT and M. J. McDONNELL. 1991. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. Pp. 256–269 in J. Kolasa and S. T. A. Pickett (eds.), *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York.
- AUSTIN, M. P. 1977. Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. *Vegetatio* 35(3):165–175.

- CONNEY, J. H. and R. O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- CROW, T. R., W. C. JOHNSTON, and C. S. ADKISSON. 1994. Fire and recruitment of *Quercus* in a postagricultural field. *American Midland Naturalist* 131:84-97.
- GARCIA, E. 1986. *Apuntes de climatología*, 5a ed. México, 142 p.
- GENTRY, H. 1957. Los pastizales de Durango. Estudio ecológico, fisiográfico y florístico. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F. 361 p.
- GONZALEZ ELIZONDO, M., S. GONZALEZ Y Y. HERRERA. 1991. Listados Florísticos de México. IX. Flora de Durango. Edit. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F. 167 p.
- GONZALEZ, S. 1992. Los bosques templados semisecos en Durango, México. *In* Seminario Ecología de Ambientes Áridos y Semiáridos. Memoria Instituto de Ecología. Xalapa, México.
- , M. GONZALEZ, and J. TENA. 1991. Successional trends in temperate forests of Durango, Mexico. Supplement to *American Journal of Botany*, USA. 78(6): 240.
- , ———, and A. CORTES. 1993. Vegetación de la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango, México. *Acta Botánica Mexicana* 22:1-104.
- GORDON, A. G. 1968. Ecology of *Picea chihuahuana* Martínez. *Ecology* 49:880-896.
- HANES, T. L. 1971. Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecological Monographs* 41(1):29-50.
- HENDRICKS, A. J. 1958. Informe sobre la vegetación actual de un sitio arqueológico de la civilización Chalchihuites y de sus alrededores, vecino a la ciudad de Durango, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 26:177-221.
- LOEB, R. E. 1990. Measurement of vegetation changes through time by resampling. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117(2):173-175.
- LUDWIG, J. A. and J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, New York. 337 p.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, NJ. 179 p.
- MAYSILLES, J. H. 1959. Floral relationships of the pine forests of western Durango, Mexico. Tesis Doctoral, University of Michigan. Ann Arbor. 165 p.
- MENSING, S. A. 1992. The impact of the European settlement on blue oak (*Quercus douglasii*) regeneration and recruitment in the Tehachapi Mountains, California. *Madroño* 39(1):36-46.
- MIKAN, C. J., D. A. ORWIG, and M. D. ABRAMS. 1994. Age structure and successional dynamics of a presettlement-origin chestnut oak forest in the Pennsylvania Piedmont. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121(1):13-23.
- MUELLER-DOMBOIS, D. and H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York. 547 p.
- PARKER, A. J. and R. K. PEET. 1984. Size and Age structure of Conifer Forests. *Ecology* 65(5):1685-1689.
- PEET, R. K. 1978. Forest vegetation of the Colorado Front Range: Patterns of species diversity. *Vegetatio* 37:65-78.
- and N. L. CHRISTENSEN. 1980. Succession: A Population Process. *Vegetatio* 43:131-140.
- PEET, R. K. and O. L. LOUCKS. 1977. A gradient analysis of southern Wisconsin forests. *Ecology* 58:485-499.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS, and J. J. ARMESTO. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53(3):335-371.
- and M. J. McDONNELL. 1989. Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4(8):241-245.

- QUINTANA A., P. and M. GONZALEZ ESPINOSA. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:43–57.
- REICH, P., M. ABRAMS, D. ELLSWORTH, E. KRUGER, and T. TABONE. 1990. Fire affects ecophysiology and community dynamics of central Wisconsin oak forest regeneration. *Ecology* 71(6):2180–2190.
- RHOADES, R. W. 1992. Compositional changes in an oak forest in southwestern Virginia after twenty years. *Castanea* 57(4):252–263.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.
- SOSA, V. and H. PUIG. 1987. Regeneración del estrato arbóreo en el bosque mesófilo de montaña. Pp. 113–131 in H. Puig y R. Bracho (eds.), *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Publ. Instituto de Ecología, México, D.F.
- TILMAN, D. and S. PACALA. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13–25 in R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. The Univ. of Chicago Press. Chicago.

NOTEWORTHY COLLECTIONS

CALIFORNIA

RANUNCULUS HYDROCHAROIDES A. Gray (RANUNCULACEAE)—Inyo Co., Owens Valley, pasture irrigation ditches on Los Angeles Department of Water and Power land near Bishop, 1271 m, 27 Aug 1994, *D. W. Pritchett 144* verified by A. Whittemore (Missouri Botanical Garden); Mono Co., Sierra Nevada, Inyo National Forest, uncommon in streambed of Mill Creek, ca. 2.7 km downstream from Lundy Lake, 2268 m, 5 Jul 1993 *M. O. Bagley 4447*; same location, 23 Jun 1994, *M. O. Bagley 4531*; same location, 14 Jul 1994, *M. O. Bagley 4639*; these three collections verified by D. H. Wilken (Santa Barbara Botanic Garden).

Previous knowledge. This species was known from California only in the Owens Valley, Inyo Co. (Munz and Keck, *A California Flora and Supplement*, 1968, who noted that it had been collected by Kellogg in 1874). The populations nearest to the Owens Valley were reported to be in northern Baja California (>450 km distant) and in the San Francisco Peaks area of Arizona (>550 km distant); it was also reported in the mountains of northern and eastern Arizona, western New Mexico, and in Mexico from Baja California and Sonora south to Guatemala (L. Benson, *The American Midland Naturalist* 40(1):190, 1948).

Ranunculus hydrocharoides was collected in 1970 by Mary DeDecker (*DeDecker 2501*) along the south fork of Oak Creek at 1540 m, ca. 330 m above the Owens Valley floor. In 1979, it was reported, but not collected, at two locations in Inyo Co.: Oak Creek and Bishop (Tim Nosal, California Dept. of Fish and Game Natural Diversity Data Base (NDDB), personal communication).

Smith and Berg (California Native Plant Society (CNPS), *Inventory of Rare and Endangered Vascular Plants of California*, fourth ed., 1988) placed *R. hydrocharoides* on CNPS List 2, “rare, threatened or endangered in California, but more common elsewhere.” They also stated that it occurred on the Kearsarge Peak, Bishop and Mt. Thompson 7.5 minute USGS topographic maps. D. H. Wilken (*Ranunculus* in J.